BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

275

N° 393 JUILLET-AOUT 1976

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;
— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;
— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1976

ABONNEMENT GÉNÉRAL : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
ZOOLOGIE : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
SCIENCES DE LA TERRE : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
BOTANIQUE : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
ÉCOLOGIE GÉNÉRALE : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUES : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 393, juillet-août 1976, Zoologie 275

Contribution à la biologie des Rajidae des côtes tunisiennes. III. *Raja clavata* Linné, 1758 : Répartition géographique et bathymétrique, sexualité, reproduction et fécondité

par Christian Capapé *

Résumé. — *Raja clavata* est une Raie atlanto-méditerranéenne fréquemment capturée le long des côtes tunisiennes. La maturité sexuelle est atteinte par les mâles à 48 cm de large et 75 cm de longueur totale ; les femelles à 54 cm de large et 85 cm de longueur totale. La fécondation et la ponte se déroulent durant toute l'année mais cette dernière subit des variations saisonnières ; elle est maximum en hiver et vers la fin du printemps. L'incubation dure environ quatre mois. La fécondité serait de 141-167 capsules ovifères par an. Il existe une relation entre la taille de *R. clavata* et la fécondité. Les capsules ovifères mesurent en moyenne 7,5 cm de longueur (sans les cornes) ; 5,2 cm de largeur ; et ont un poids moyen de 15,3 g.

Abstract. — *Raja clavata* is an atlanto-mediterranean Ray currently caught along Tunisian coasts. Sexual maturity is reached by the males by 48 cm of disc width and 75 cm of total length and by the females by 54 cm of disc width and 85 cm of total length. Fecundation and laying would take place all the year round, but the second is subjected to seasons changes, it is maximum in Winter and at the end of Spring. Ovules are laid by successive waves, between them are some rest periods. Incubation of egg-capsule spread over four months approximatly. Fecundity would reach 141-167 eggs-capsule by year. There is a relation between size of *R. clavata* and fecundity. Egg-capsule average size is 7,5 cm of length (without horns) ; 5,2 cm of large and 15,3 g in average.

La littérature ichthyologique fournit de nombreux renseignements et des études approfondies sur plusieurs aspects de la biologie de *Raja clavata* Linné, 1758. Cette Raie est communément capturée sur tout le littoral de l'Atlantique oriental et de la Méditerranée ; elle présente un certain intérêt économique, au moins pour la qualité de sa chair souvent très appréciée.

Il nous a donc paru utile d'analyser, dans le cadre d'une étude sur la biologie des Rajidae des côtes tunisiennes, comme nous l'avons précédemment fait pour *Raja miraletus* (Capapé et Quignard, 1974) et *R. radula* (Capapé, 1974), la répartition géographique et bathymétrique, la sexualité, la reproduction et la fécondité de *R. clavata*.

* *Laboratoire de Biologie, Histologie, Embryologie. Faculté de Médecine et de Pharmacie, 9, rue Paul-Bourde, Tunis, Tunisie.*

Matériel et méthodes. — Les observations ont été effectuées pendant cinq années consécutives, de 1970 à 1974, sur plusieurs centaines d'individus mâles, femelles, adultes ou impubères de toutes tailles, pêchés sur le versant nord du cadre maritime tunisien et dans les golfes de Tunis, de Hammamet et de Gabès. Les données biométriques utilisées sont les mêmes que pour *Raja miraletus* et *R. radula*.

Répartition géographique et bathymétrique

Raja clavata habite les eaux septentrionales de l'Atlantique oriental. Duncker (1960) cite l'espèce en Scandinavie, Muus et Dahlstrøm (1966) dans les mers nordiques, Wheeler (1969) dans les mers britanniques. Plus au sud, Bougis (1959) signale cette Raie sur les côtes françaises, Albuquerque (1954-1956) au Portugal. Au niveau du littoral africain *R. clavata* dépasse le Maroc (Collignon et Aloncle, 1972) et la Mauritanie (Maurin et Bonnet, 1970), pour atteindre l'Afrique du Sud et l'océan Indien (Stehmann, 1973).

R. clavata vit dans toute la Méditerranée mais est plus fréquente dans le bassin occidental que dans le bassin oriental. Banarescu (1969) mentionne la présence de ce Rajidae dans la mer Noire.

R. clavata est capturée sur tout le littoral de la Tunisie. Les prises sont abondantes sur les côtes nord de la frontière algérienne au large de Bizerte, sur les marges du golfe de Tunis, autour de l'île de Zembra, enfin sur la rive méridionale du cap Bon. Les chalutiers travaillant dans le golfe de Gabès en ramènent également d'importantes quantités. L'espèce habite les fonds coralligènes, sableux et sablo-vaseux allant de 50 à 400 m.

Sexualité

Steven (1936) a démontré qu'au niveau des côtes britanniques, les mâles sont adultes à partir de 50 cm et les femelles après 72 cm d'envergure discale. Toujours dans le même secteur maritime, Wheeler (1969) écrit que les mâles sont « matures » à 50 cm et les femelles à 65-80 cm de largeur.

Dans les mers nordiques, Muus et Dahlstrøm (1966) précisent que les mâles deviennent adultes en atteignant 60 cm de largeur.

Au niveau de l'Atlantique du nord-est, pour Du Buit (1968) la première maturité sexuelle se place chez la plupart des individus vers 75 cm de longueur (soit environ 50 cm de largeur discale) mais cet auteur admet « que la maturité sexuelle intervient à une taille plus grande chez les femelles que chez les mâles ».

En Méditerranée, Zupanović (1961) estime que dans les canaux de l'Adriatique « le mâle de *R. clavata* parvient à sa première maturité sexuelle pour une largeur de 40 cm et une longueur du corps de 55-60 cm ». Également dans l'Adriatique, Jardas (1973) signale que les mâles sont adultes à 54 cm de longueur pour 36 cm de largeur, et les femelles à 73 cm de longueur pour 48 cm de largeur.

Nous avons régulièrement suivi durant l'année 1974 l'évolution sexuelle de *R. clavata* (cf. fig. 1 et tabl. I et II).

Tableau I. — Établissement de la maturité sexuelle chez les femelles de *Raja clavata*.

Largeur du disque (cm)	Femelles sans activité vitellogénétique Nbre	%	Femelles avec activité vitellogénétique Nbre	%
20-25	38	100	0	0
25-30	27	100	0	0
30-35	43	100	0	0
35-40	39	100	0	0
41	9	100	0	0
42	14	100	0	0
43	17	100	0	0
44	16	100	0	0
45	22	100	0	0
46	16	100	0	0
47	21	100	0	0
48	27	100	0	0
49	15	100	0	0
50	34	85	6	15
51	25	71,5	10	28,5
52	16	50	16	50
53	12	40	18	60
54	10	28,5	32	71,5
55	9	20	36	80
56	0	0	22	100
57	0	0	16	100
58	0	0	24	100
59	0	0	32	100
60-65	0	0	19	100

Tableau II. — Fréquence des capsules ovifères en fonction de la taille.

Largeur du disque (cm)	Femelles avec œufs prêts à être pondus Nbre	%	Femelles avec capsules ovifères dans l'oviducte Nbre	%
50	34	100	0	0
51	8	80	2	20
52	16	90	2	10
53	12	67	6	33
54	22	69	10	31
55	20	56	16	44
56	18	82	4	18
57	10	63	6	37
58	18	75	6	25
59	25	78	7	22
60-65	13	54	6	46

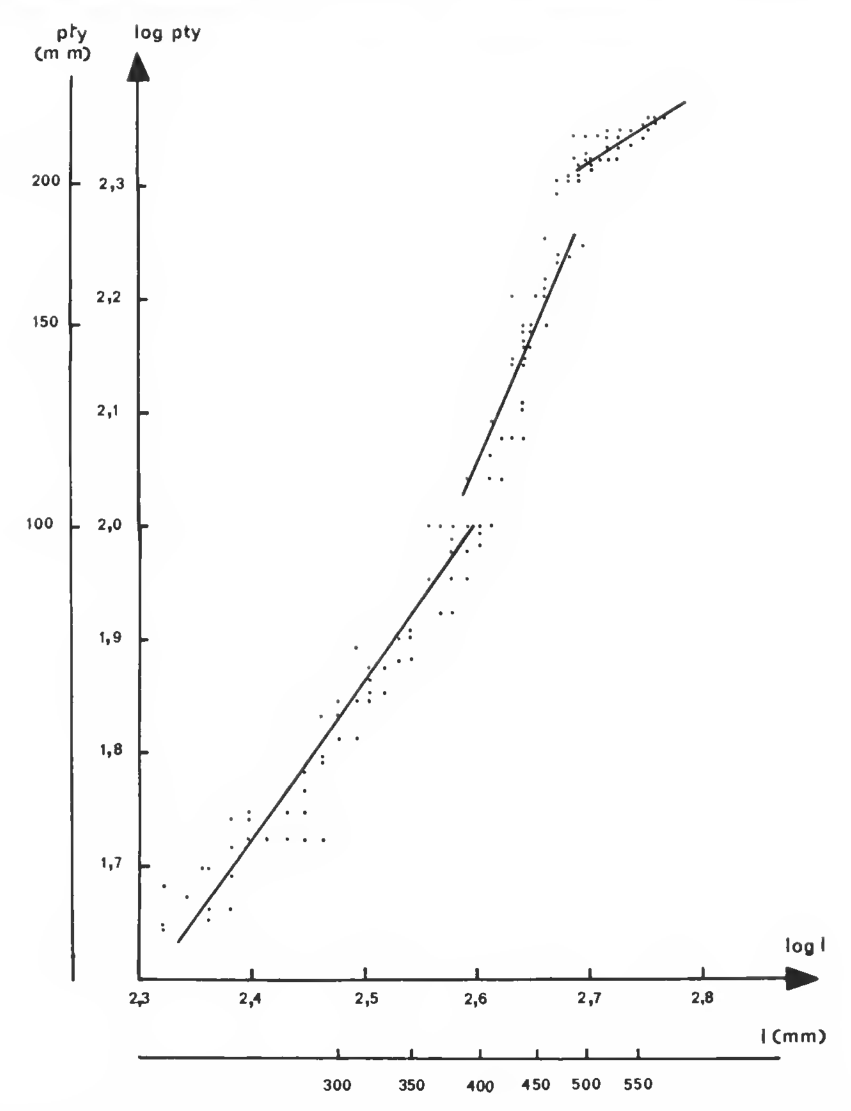


Fig. 1. — Croissance relative des ptérygopodes (pty) en fonction de la largeur du disque (l).

Cas des mâles

L'acquisition de la maturité sexuelle se traduit chez les mâles par des modifications morphologiques de l'appareil urogénital absolument identiques à celles que nous avons déjà observées et décrites chez *Raja miraletus* (Capapé et Quignard, 1974). Le cycle gamétogénétique est complet. Les ptérygopodes s'allongent considérablement, deviennent rigides et leur bord interne se garnit de spinules.

Pour déterminer la taille de première maturité sexuelle chez les mâles, nous avons étudié la relation (fig. 1) existant entre la longueur des ptérygopodes (pty) et la largeur du disque

choisie de préférence à la longueur totale, la queue étant parfois tronquée. Cette relation de la forme $y = bx^{\alpha}$ devient, transposée en coordonnées logarithmiques, $\log pty = \log b + \alpha \log l$. Nous pouvons ainsi considérer trois droites, correspondant chacune à une des trois phases de la vie sexuelle des spécimens : phase juvénile, phase de maturation, phase adulte. Pour chaque phase nous avons calculé :

— la droite de régression de pty en l : DR Y/X,

— le coefficient de corrélation entre pty et l : r.

Nous précisons, de plus, le nombre d'individus étudiés, n.

Phase juvénile : mâles dont l'envergure discale est inférieure ou égale à 400 mm (n = 56).

$$\log pty = 1{,}414 \log l - 1{,}670$$
$$r = 0{,}993$$

Le taux de croissance relative des ptérygopodes est déjà rapide pour cette phase.

Phase de maturation : spécimens dont la largeur est comprise entre 410 et 470 mm (n = 38).

$$\log pty = 2{,}327 \log l - 3{,}995$$
$$r = 0{,}938$$

Cette phase se caractérise par une augmentation du taux de croissance des ptérygopodes.

Phase adulte : individus dont l'envergure discale atteint ou dépasse 480 mm (n = 45).

$$\log pty = 0{,}590 \log l + 0{,}728$$
$$r = 0{,}801$$

Le taux de croissance des ptérygopodes se ralentit considérablement.

Le premier mâle présentant toutes les caractéristiques de la maturité sexuelle et des spermatozoïdes dans le tractus génital mesurait 46 cm d'envergure discale. Après 48 cm de largeur pour 72 cm de longueur tous les mâles sont très certainement adultes.

Cas des femelles

L'installation de la maturité sexuelle ne se manifeste extérieurement par aucun caractère ; elle se traduit au niveau de l'appareil génital par une importante activité vitellogénétique dans les ovaires (formation d'ovocytes mûrs, prêts à être pondus dans les voies génitales) et le développement des glandes nidamentaires et de l'oviducte.

Nous avons étudié la taille de première maturité sexuelle sur des lots de femelles capturés sur les côtes tunisiennes pendant le printemps et l'été de l'année 1974 (tabl. I).

La vitellogenèse est très visible chez les femelles dès 50 cm d'envergure discale ; 15 % de celles-ci possèdent des ovocytes prêts à être pondus. Ce pourcentage augmente progressivement avec la taille et après 56 cm tous les exemplaires semblent aptes à ovuler et sont donc certainement adultes.

Durant les mêmes périodes et sur les mêmes lots, nous avons calculé le pourcentage d'œufs encapsulés. Les premières femelles présentant des capsules dans les oviductes mesuraient 52 cm ; à cette taille 20 % des femelles observées en contiennent. Ce pourcentage augmente sensiblement avec la taille mais se stabilise et diminue légèrement chez les « grands individus ».

La taille de première maturité sexuelle est probablement acquise chez les femelles vers 52 cm d'envergure discale et 80 cm de longueur totale ; à partir de 56 × 84 cm toutes semblent être adultes.

La rugosité n'est pas liée à la puberté. En effet, les individus mâles ou femelles que nous avons pu examiner naissent avec la face dorsale entièrement granuleuse. De plus, la face ventrale devient rugueuse bien avant l'installation de la maturité sexuelle : la rugosité se développe tout d'abord sur les marges antérieures du disque entre les fentes branchiales, puis au niveau de la région médio-ventrale. Ce développement se poursuit après que les individus ont atteint le stade adulte ; chez les « vieux spécimens » le ventre est entièrement rugueux.

L'apparition des boucles, également, n'est pas en relation avec la maturité sexuelle, les individus juvéniles mâles et femelles en sont pourvus à partir de 20 cm de largeur environ. Le nombre de ces ornementations augmente avec la taille et elles deviennent particulièrement abondantes sur le disque et la queue des individus âgés.

Reproduction

Il existe un certain nombre de renseignements concernant le cycle de reproduction de *Raja clavata*, espèce particulièrement étudiée vu son abondance dans la province atlanto-méditerranéenne.

Sur le versant français de la Manche, Le Danois (1913) situe la ponte pendant les mois d'été : juin, juillet et août ; de l'autre côté, au large des côtes anglaises, Clark (1922) précise que la ponte se déroule de mars à août et plus particulièrement en mai et en juin.

Erhenbaum (1927) signale que dans les mers du nord de l'Europe la ponte s'effectue de juillet à septembre.

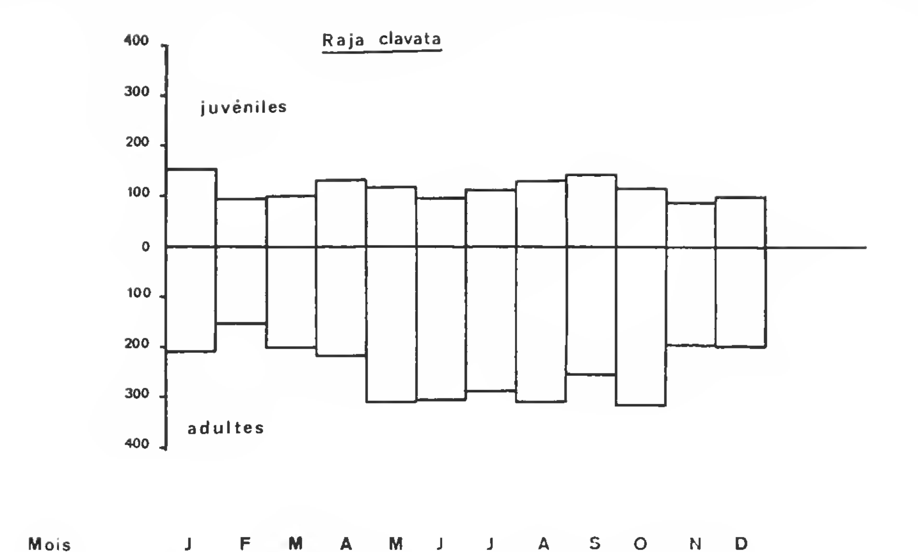
Holden (1975) mentionne que dans les eaux britanniques la période de reproduction débute en février, atteint un maximum en juin et cesse en septembre. L'auteur admet que l'élévation de température stimule l'activité reproductrice de cette Raie.

En Méditerranée, dans le golfe de Trieste, Syrski (1876) et Graeffe (1888) estiment que l'accouplement se réalise durant la première période de l'hiver ; on peut constater, d'après ces auteurs, une migration intensive de mâles et de femelles dans des zones bien délimitées à cette époque de l'année.

Lo Bianco (1909) note des dépôts d'œufs par l'espèce en janvier et en février dans la baie de Naples. Vatova (1928) pense que cette Raie se reproduit de juin à août dans la région de Rovigno. Pour Dieuzeide, Novella et Roland (1935), la « période de ponte se situe entre les mois de mars et d'août », au large des côtes algériennes. Enfin, dans les canaux de l'Adriatique, Zupanović (1961) estime que la ponte s'effectue durant la majeure partie de l'année avec une phase plus intensive de mars à juin.

En Tunisie nous avons suivi régulièrement la reproduction de *R. clavata* pendant l'année 1974 et déterminé approximativement les étapes du cycle.

Les figures 2 et 3 mettent en évidence, dans les zones chalutables de 50 à 200 m des côtes nord de la Tunisie et du golfe de Tunis, d'une part les quantités d'individus juvéniles et adultes capturés, d'autre part la sex-ratio au niveau des exemplaires adultes seulement.



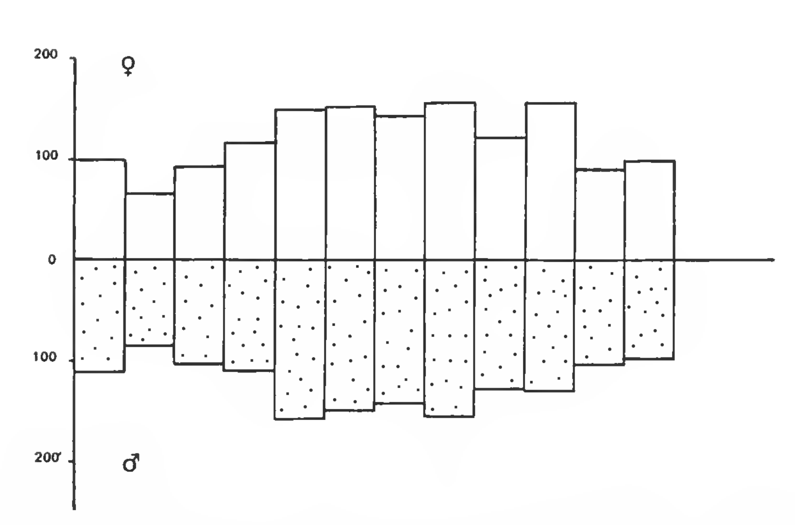


FIG. 2 et 3. — Histogrammes des quantités d'individus juvéniles et adultes (fig. 2) et des quantités d'individus adultes femelles et mâles (fig. 3) capturés le long des côtes nord de la Tunisie durant l'année 1974.

Le nombre d'individus adultes est ehaque mois plus important que les juvéniles et cette différenee est davantage marquée de mars à oetobre.

La sex-ratio des individus adultes est plus ou moins équilibrée suivant les saisons ; il n'apparaît pas toutefois de variations importantes. Les proportions presque toujours égales de mâles et de femelles (bien que très légèrement favorables aux premiers) nous font admettre que les aeeouplements et la féeondation s'effectuent pendant toute l'année (tabl. III).

Tableau III. — Sex-ratio, au cours de l'année 1974, chez *Raja clavata.*

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Nbre de mâles	110	85	104	110	158	150	142	150	128	155	104	98
Nbre de femelles	100	65	94	116	150	152	144	156	122	157	90	100
M/F	1,10	1,31	1,11	0,95	1,05	0,99	0,99	0,96	1,05	0,99	1,16	0,98

Tableau IV. — Mise en évidence des vagues d'ovules.
Relation entre le nombre et le diamètre des ovules chez *Raja clavata* (mai 1974).

Taille des femelles (cm)	Gonades — Nombre d'ovocytes gauche	droite	Diamètre des ovocytes gauche	droite
55	9	8	2,5	2,5
	12	10	1,6	1,6
	10	11	1	1
	6	4	0,6	0,6
56	10	12	2,5	2,5
	9	9	1,6	1,6
	12	7	1	1
	6	10	0,6	0,6
57	14	12	2,5	2,5
	11	11	1,6	1,6
	12	7	1	1
	11	5	0,6	0,6

En 1974, nous avons également suivi l'activité vitellogénétique des femelles adultes. Chez ces dernières, les ovocytes se trouvent dans l'ovaire à différents stades de développement : prévitellogénétiques, en phase vitellogénétique plus ou moins avancée, certains, très rarement, en voie d'atrésie. Dans leur ensemble, les ovocytes ne présentent pas des dimensions identiques. Le tableau IV résume les observations faites chez quelques femelles adultes et révèle l'existence de vagues d'ovocytes aux effectifs variables. Pour chaque vague, les ovocytes présentent les mêmes caractères concernant la couleur, le poids et la taille. L'ovulation ne s'effectue que lorsque l'ovocyte a atteint un diamètre de 2,5 cm et un poids approximatif de 3 g.

Nous n'avons jamais trouvé plus de deux capsules, une par oviducte chez un même animal. Les autres ovules ne passent dans le tractus qu'à la fin du rejet des capsules. Après épuisement d'une vague, les glandes nidamentaires et les oviductes entrent dans une phase de repos. Pendant celle-ci, l'activité vitellogénétique des ovaires augmente d'intensité et

il se prépare une autre vague d'ovocytes. Par la suite, lors de la migration des ovocytes dans le tractus, la vitellogenèse cesse momentanément au profit des organes utérins.

Tout comme chez *Raja miraletus* et *R. radula*, il faut distinguer une alternance de phases d'activité et de repos au niveau de l'ovaire et du tractus génital : phase d'activité vitellogénétique de l'ovaire — phase de repos du tractus génital ; phase de repos apparent de l'ovaire — phase d'activité du tractus génital.

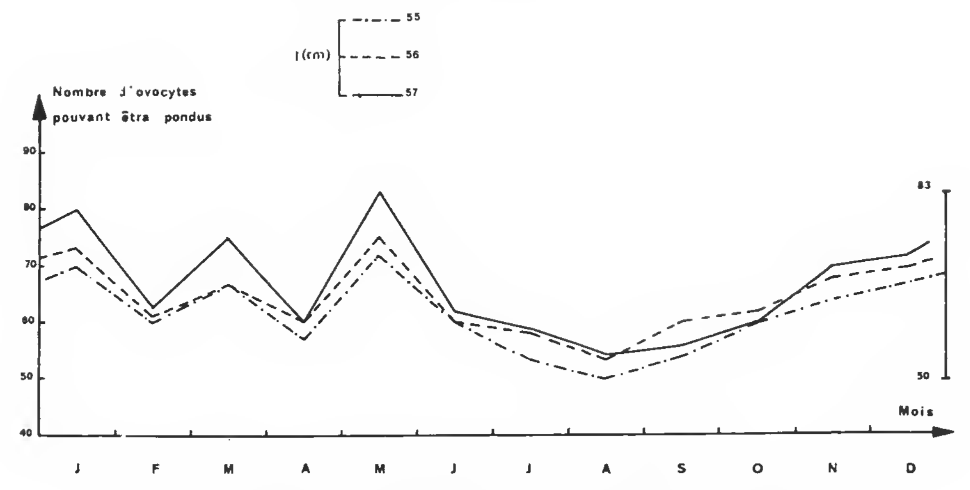


FIG. 4. — Nombre maximum d'ovules pouvant être pondus par quelques femelles adultes récoltées durant l'année 1974.

La figure 4 montre le nombre maximum d'ovocytes prêts à être pondus, comptés chaque mois de l'année 1974 dans l'ovaire d'une ou plusieurs femelles mûres mesurant respectivement 55, 56 et 57 cm de largeur discale. La taille de ces femelles n'est pas choisie arbitrairement mais concerne des individus présentant mensuellement un effectif important et une nette activité vitellogénétique. Le choix du maximum d'ovocytes évite en partie de tenir compte des exemplaires en train d'ovuler ou ayant pondu une vague d'ovules. Au niveau des individus, l'activité vitellogénétique est permanente : au cours de l'année, 100 % de femelles adultes présentent de nombreux ovocytes prêts à être pondus. Pour une taille donnée, ce maximum observé varie avec les saisons, devient très important en hiver et surtout au printemps durant le mois de mai ; il diminue considérablement en été et augmente à nouveau au printemps.

Le tableau V met en évidence la relation entre les phénomènes de vitellogenèse et la production de capsules ovifères durant l'année 1974.

La production de capsules ovifères est permanente et présente peu de fluctuations saisonnières. Le pourcentage de femelles avec ovisacs in utéro est peu élevé pendant toute l'année et atteint un maximum au printemps (en avril et mai).

Ces captures de femelles avec ovisacs sont donc relativement peu importantes dans les zones chalutables de 100 à 200 m des côtes nord de Tunisie et du golfe de Tunis. Ce phénomène est à rapprocher des faibles proportions d'individus juvéniles pris dans les

TABLEAU V. — Fréquence, chez *R. clavata*, des individus possédant des capsules ovifères in utéro, (population de femelles étudiée durant l'année 1974).

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Nbre ♀ avec ovules prêts à être pondus	27	26	39	18	32	40	38	54	52	46	33	43
Pourcentages	70	72	81	66	67	77	70	72	74	76,5	72	85
Nbre ♀ avec capsules ovifères in utéro	12	10	9	9	16	12	16	18	19	14	10	12
Pourcentages	30	28	19	34	33	23	30	28	26	24,5	28	15

mêmes secteurs. On pourrait donc admettre que les femelles après accouplement quittent les mâles pour aller pondre les ovisacs dans des zones plus profondes.

Un certain nombre d'observations faites au cours de traits de chalut, sept en tout, réalisés par le chalutier « Hannoun », de l'Institut national scientifique et technique d'Océanographie et de Pêche de Salammbô (INSTOP), en août 1970, au large de l'île de la Galite et au niveau du banc des Esquerquis, où les fonds atteignent souvent et dépassent même

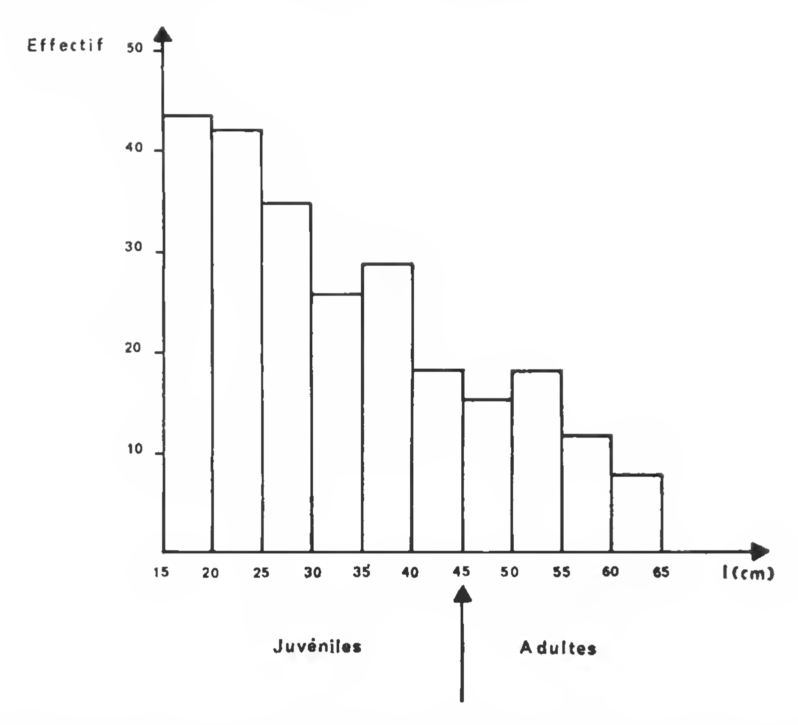


FIG. 5. — Histogramme des quantités d'individus capturés dans les fonds vaseux du banc des Esquerquis au cours du mois d'août 1970 par le chalutier « Hannoun » de l'INSTOP, Salammbô.

400 m, nous permettent de donner un élément supplémentaire pouvant à la limite confirmer ces hypothèses.

La figure 5 montre les fortes proportions d'individus juvéniles pêchés par rapport aux adultes. De plus, parmi ces derniers, sur 40 exemplaires nous avons compté 30 femelles dont 18 présentaient des œufs encapsulés dans les oviductes. Le pourcentage de femelles adultes avec ovisacs (60 %) dépasse largement celui constaté à la même époque de l'année dans les fonds de 100 à 200 m et qui atteint à peine 28 %.

La période d'incubation des œufs placés dans des bassins dure 4 à plus de 5 mois, soit de 121 à 168 jours d'après Clark (1922). Le même auteur constate, de plus, que l'augmentation de température accélère les processus de développement de l'embryon à l'intérieur de la capsule.

Nous avons mis quelques capsules à incuber dans les aquariums de l'INSTOP et obtenu les résultats suivants :

Date dépôt	Date éclosion	Temps incubation	T°C mini-maxi	Sexe	Taille (cm)	Poids (g)
3.II.72	1.VII.72	148 j	14-23°C	♀	12,8 × 7,5	7,9
8.III.73	31.VII.72	142 j	14-23°C	♀	12,7 × 7,6	8

L'incubation dure environ cinq mois et nos résultats rejoignent ceux de Clark (1922). Il nous est difficile d'analyser le rôle de la température vu le manque de repères.

Fécondité

Nous avons suivi au cours de l'année 1974 le rythme de fécondité de *Raja clavata* et mis en évidence qu'un maximum d'ovocytes pouvait être pondus vers la fin du printemps. Pour étudier une relation éventuelle entre la taille et la fécondité, nous n'avons donc considéré que la « fécondité printanière ». Le nombre maximal d'ovocytes pouvant être pondus augmente avec la taille (fig. 6).

Holden, Rout et Humphreys (1971) ont montré que chez des femelles de *R. clavata* placées en captivité, la fécondité annuelle est de 150.

A partir du pourcentage mensuel de femelles ayant des capsules ovifères in utéro, Holden (1975) a estimé que la fécondité annuelle de *R. clavata* est de 142.

Nous avons vu (fig. 4) que la production d'ovocytes est très marquée durant deux périodes : hiver et fin du printemps. Le tableau VI montre que la fécondité annuelle, qui augmente avec la taille (fig. 6), se situe entre 141 et 167 pour les individus dont la taille est comprise entre 55 et 60 cm d'envergure discale.

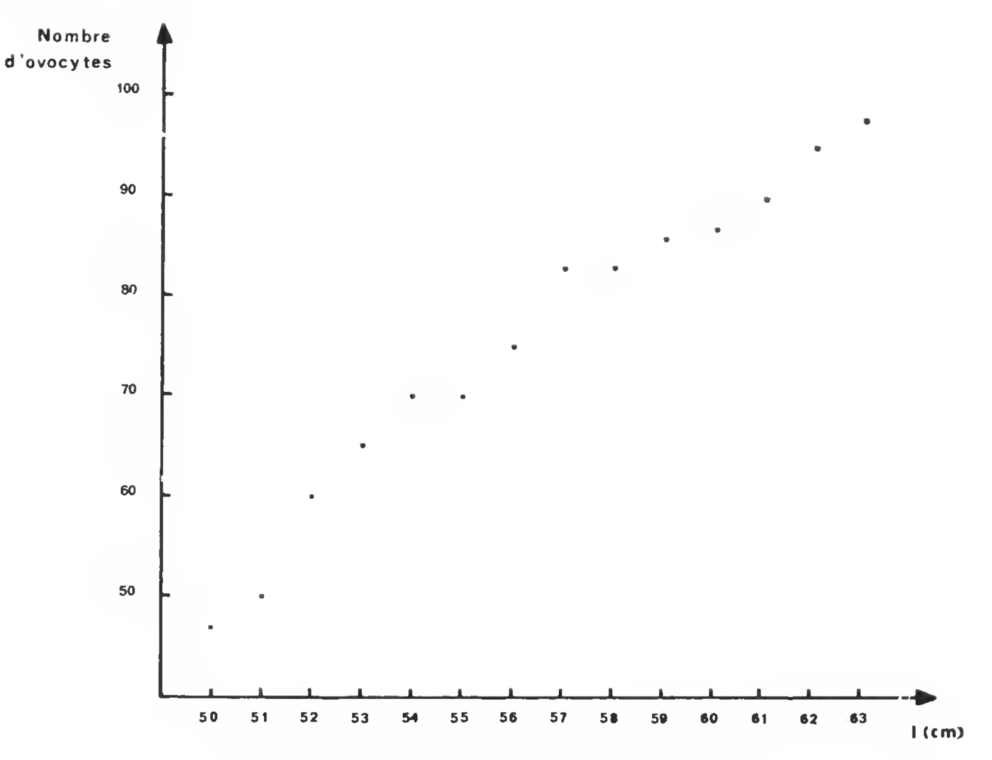


Fig. 6. — Relation existant entre la fécondité et la taille (largeur = l) chez *Raja clavata.*

Tableau VI. — Fécondité chez les femelles adultes de grande taille de *Raja clavata.*

Taille (cm)	Nbre d'ovocytes Hiver	Nbre d'ovocytes Printemps	Total
55	70	71	141
56	71	75	146
57	80	83	163
58	82	83	165
59	82	85	167
60	81	86	167

Études des capsules ovifères

La capsule ovifère a été décrite par Clark (1922). L'auteur a examiné 300 capsules pêchées dans les mers britanniques avec en moyenne 7,49 cm pour la longueur et 5,71 cm pour la largeur et pour extrêmes 6,3-9,0 cm et 4,9-6,85 cm.

Sur les côtes françaises de la Manche, LE DANOIS (1913) donne 8 × 5 cm.
En Méditerranée, LO BIANCO (1909) donne 6 × 4,5 cm.
Nous avons mesuré 82 capsules ovifères et obtenu les résultats suivants :

	EXTRÊMES	MODE	MOYENNE
Longueur avec cornes	12,1-13,5	12,8	12,8
Longueur sans cornes	7 - 7,8	7,5	7,5
Largeur	5 - 5,4	5,1	5,2
Poids	13 -18	16	15,3

INTERPRÉTATION — DISCUSSION

Les affinités zoogéographiques de *Raja clavata* doivent faire considérer ce Rajidae comme une espèce atlanto-méditerranéenne.

R. clavata est un Poisson benthique reposant sur des fonds variés mais semblant préférer toutefois les substrats coralligènes. L'espèce est capturée le plus fréquemment dans des zones allant de 100 à 200 m de profondeur, mais, comme nous l'avons précisé, les chalutiers en ramènent des quantités relativement importantes (surtout de jeunes individus) depuis 400 m et plus.

La présence de cet Hypotrême dans les mers nordiques et dans les eaux britanniques et sa pêche plus importante au niveau des côtes nord de Tunisie, de caractère atlantique, amènent à penser que *R. clavata* est un Sélacien des mers tempérées, à la limite des mers tempérées froides.

La maturité sexuelle est atteinte chez les mâles plus précocement que chez les femelles. En effet, les mâles sont pubères à 48 cm d'envergure discale et 75 cm de longueur totale ; les femelles à 54 cm d'envergure discale et 85 cm de longueur totale. Il en résulte que la taille maximale des femelles est supérieure à celle des mâles. La plus grande femelle observée en Tunisie mesurait 68 cm de large sur 96 cm de long, le plus grand mâle 64 cm × 92 cm. Nous avons examiné néanmoins un nombre important de femelles dépassant 60 cm de largeur ; par contre, les mâles atteignant cette taille sont plutôt rares. Le dimorphisme de taille cependant est peu marqué au niveau des sexes ; il est toutefois légèrement supérieur à celui que nous avons déjà signalé pour *R. miraletus* (CAPAPÉ et QUIGNARD, 1974) et *R. radula* (CAPAPÉ, 1974).

La taille de première maturité sexuelle des mâles, en Tunisie, est pratiquement identique à celle donnée par STEVEN (1934) et WHEELER (1969) pour les exemplaires des côtes britanniques, soit 50 cm. Toutefois les observations diffèrent nettement quant aux femelles. En effet, au niveau du même secteur maritime, STEVEN puis WHEELER donnent respectivement 72 cm et 65-80 cm, alors que nous avons signalé 54 cm en Tunisie. Cette différence pourrait s'expliquer par le fait que chez *R. clavata* les femelles sont très sensibles aux variations climatiques et que la maturation se réalise alors plus lentement.

Dans l'Adriatique, au large des côtes yougoslaves, JARDAS (1973) donne des tailles de maturité sexuelle, chez les mâles comme chez les femelles, sensiblement inférieures à celles que nous venons de mentionner pour les individus des côtes tunisiennes. La température et la salinité supérieures dans l'Adriatique yougoslave à celles du littoral tunisien accélèrent sans nul doute les processus de maturation pour les deux sexes. Ce phénomène semble

désormais classique chez les Sélaciens où il a été mis en évidence chez de nombreuses espèces, et notamment chez *Scyliorhinus canicula*, par Leloup et Olivereau (1951).

En Tunisie, les proportions identiques de mâles et de femelles nous font admettre que les accouplements ont lieu durant toute l'année.

Au niveau des populations, les phénomènes de vitellogenèse, bien que permanents, sont surtout marqués vers la fin de l'automne et se traduisent par une production massive d'ovocytes en hiver, précisément au mois de janvier, suivie d'une émission de capsules ovifères. On assiste ensuite, au printemps, à un regain d'activité vitellogénétique ; cette dernière est plus prononcée que la précédente, avec une production encore plus importante d'ovocytes. Après le mois de mai, la vitellogenèse se ralentit considérablement et demeure faible en été pour reprendre progressivement à partir de septembre.

L'activité vitellogénétique présente au cours de l'année chez *Raja clavata* un certain nombre de différences avec celle de *R. miraletus* et *R. radula*. En effet, chez ces deux espèces, nous avons déjà mis en évidence que la vitellogenèse pratiquement nulle en hiver s'accroît au printemps et atteint un maximum en été (Capapé et Quignard, 1974 ; Capapé, 1974).

Ces différences peuvent s'expliquer par le fait que *R. clavata* fréquente les mers tempérées et tempérées froides, *R. miraletus* et *R. radula* les mers tempérées, à la limite tempérées chaudes. Il existerait donc, pour ces Raies, des variations de réceptivité aux facteurs physico-chimiques qui régissent le milieu marin et plus particulièrement à la température. Chez *R. clavata*, la vitellogenèse perturbée par une température ambiante relativement basse s'accroît avec elle (Holden, 1975) et se ralentit dès que celle-ci semble dépasser un certain seuil. Chez *R. miraletus* et *R. radula*, les phénomènes sont légèrement différents : l'activité vitellogénétique est totalement inhibée par le froid et s'accentue consécutivement à l'élévation de température extérieure.

L'incubation semble durer, en Tunisie, autant que pour les autres secteurs maritimes ; il nous est difficile toutefois de donner de nombreuses précisions et d'établir de ce fait des comparaisons étant donné la rareté de nos observations.

Comme pour tous les autres Sélaciens ovipares, il s'avère difficile d'analyser la fécondité de *R. clavata*. Nos résultats sont voisins de ceux observés par Holden, Rout et Humphreys (1971) et par Holden (1975), mais ces chiffres dépassent ceux que nous avons obtenus pour *R. miraletus* et *R. radula* (Capapé et Quignard, 1974 ; Capapé, 1974).

Les dimensions des capsules ovifères observées et mesurées en Tunisie correspondent pratiquement à celles données par Clark (1922) pour les côtes anglaises de la Manche, et sont supérieures à celles précisées par Lo Bianco (1909) à Naples.

Conclusion

Raja clavata est une Raie de type atlanto-méditerranéen fréquentant davantage les zones tempérées froides de cette province maritime.

La température ambiante ne semble jouer aucun rôle sur la sexualité des mâles. Les femelles seraient peut-être plus sensibles aux variations climatiques du milieu extérieur et deux phénomènes sont à considérer au niveau de la sexualité et de la reproduction.

L'élévation de température interviendrait sur les processus de maturation des femelles en les accélérant ; elle favorise également l'activité vitellogénétique de celles-ci, mais au-delà d'un certain seuil son rôle serait plutôt inhibiteur.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Albuquerque, M. R., 1954-1956. — Peixes de Portugal. *Port. Acta. Biol.*, **5** : xvi + 1164 p., 445 fig.

Banarescu, P., 1969. — Cyclostomata si Chondrichthyes (Cielostomi si Selacieni). *In* : Fauna romania. Editura Academiei Republicii socialiste românia, **12** (1) : 106 p.

Bougis, P., 1959. — Atlas des Poissons. Fasc. I. Poissons marins. 1. Généralités, Requins, Raies, Gades, Poissons plats. Edit. Boubée et Cie : 201 p.

Capapé, C., 1974. — Contribution à la biologie des Rajidae des côtes tunisiennes. II. *Raja radula* Delaroche, 1809 : Répartition géographique et bathymétrique, sexualité, reproduetion, fécondité. *Archs Inst. Pasteur, Tunis*, **52** (3) : 211-228.

Capapé, C., et J. P. Quignard, 1974. — Contribution à la biologie des Rajidae des côtes tunisiennes. I. *Raja miraletus* Linné, 1758 : Répartition géographique et bathymétrique, sexualité, reproduction, fécondité. *Archs. Inst. Pasteur, Tunis*, **51** (1-2) : 39-60.

Clark, R. S., 1922. — Rays and Skates (Raidae) 1 : Egg-capsules and young. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **12** (4) : 577-643.

Collignon, J., et H. Aloncle, 1972. — Catalogue raisonné des Poissons des mers marocaines, I : Cyclostomes, Sélaciens, Holocéphales. *Bull. Inst. Pêch. marit. Maroc*, **19** : 164 p.

Dieuzeide, R., M. Novella et J. Roland, 1953. — Catalogue des Poissons des eôtes algériennes. *Bull. Stn. Agric. Pêche. Castiglione*, n. s., (**2**) : 1-135.

Du Buit, M. H., 1968. — Les Raies (genre *Raja*) de la pêche française : éeologie et morphométrie des principales espèces atlantiques. *Trav. Fac. Sc. Rennes, ser. Océanogr. Biol.*, **1** : 19-113.

Duncker, G., 1960. — Die Fische der Nordmark. *Abh. naturw. Ver, Hamburg, N. F.*, 3 suppl. : 1-432.

Ehrenbaum, E., 1927. — XII. Elasmobranchii, *In* : G. Grimpe et E. Wagler, Die Tierwelt der Nord und Ostsee, Leipzig, **7** (12) : 66 p.

Graeffe, E., 1888. — Uebersicht der Seetierfauna des Golfes von Triest. *Claus. Arb. Zool. Inst.*, **7** (3) : 30 p.

Holden, M. J., 1975. — The fecundity of *Raja clavata* in British waters. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **36** (2) : 110-118.

Holden, M. J., D. W. Rout et C. N. Humphreys, 1971. — The rate of egg laying by three species of rays. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **33** (3) : 335-339.

Jardas, I., 1973. — A eontribution to our knowledge of the biology and ecology of thornback ray (*Raja clavata* L.) and brown ray (*Raja miraletus* L.) in the Adriatic. *Acta adriat.*, **15** : 42 p.

Le Danois, Ed., 1913. — Contribution à l'étude systématique et biologique des poissons de la Manche oecidentale. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **5** (5) : 1-124.

Leloup, J., et M. Olivereau, 1951. — Données biométriques comparatives sur la Roussette (*Scyllium canicula* L.) de la Manche et de la Méditerranée. *Vie Milieu*, **2** (2) : 182-209.

Lo Bianco, S., 1909. — Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. zool. Stn. Neapel*, **19** : 513-761.

Maurin, C., et M. Bonnet, 1970. — Poissons des côtes nord-ouest africaines (Campagnes de la « Thalassa », 1962 et 1968). *Rev. Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **34** (2) : 125-170.

Muus, B. J., et P. Dahlstrøm, 1966. — Guide des Poissons de Mer et Pêche. Delachaux et Niestlé : 244 p.

Stehmann, M., 1973. — *Rajidae. In* : Catalogue des poissons de l'Atlantique du Nord-Est et de la Méditerranée. Réd. J.-C. Hureau et Th. Monod, I : 58-69.

Steven, G. A., 1936. — Migrations and growth of the Thornback Ray (*Raia clavata*). *J. mar. bio. Ass. U. K.*, **20** (3) : 605-614.

Syrski, S., 1876. — Riguardo al tempo della frega degli animali esistenti nel mare adriatico. Trieste : 156 p.

Vatova, A., 1928. — Compendio della flora e fauna del Mare Adriatico presse Rovigno con la distribuzione geografica delle specie bentoniche. *Memorie. R. Com. talassogr. ital.*, **143** : 614 p.

Wheeler, A., 1969. — The Fishes of the British Isles and North-West Europe. Mac Millan, London : xvi + 613 p., 16 pl., c.

Zupanović, S., 1961. — Contribution à la connaissance des Poissons de l'Adriatique. *Acta adriat.* **9** (4) : 84 p.

Manuscrit déposé le 28 juillet 1975.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 393, juillet-août 1976, Zoologie 275 : 907-922.

Achevé d'imprimer le 30 décembre 1976.

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.